

LES ORGANES SOUTERRAINS DU *GENTIANA CILIATA* ;par **M. Paul VUILLEMIN.**

On trouverait difficilement une plante indigène qui ait été l'objet de plus de contradictions de la part des botanistes que le *Gentiana ciliata*.

Les anciens classiques la disent vivace : c'est l'opinion de Lamarck, Mertens et Koch, Duby, De Candolle ; c'est aussi l'opinion de Willemet, Thiébaud de Berneaud, Grenier (1869), Ch. Royer.

Elle est donnée comme annuelle par les floristes de la région de l'Est, à partir de 1835 : Doisy, Holandre, Godron (1843), Kirschleger (1852), et c'est avec la même mention qu'elle figure dans la *Flore du Centre* de Boreau et dans les ouvrages plus généraux de Grenier et Godron (1850, sous la signature de Grenier), Lemaout et Decaisne, Gillet et Magne.

Puis nous trouvons des opinions intermédiaires. Godron (1861) la dit bisannuelle ou vivace, Ducommun annuelle ou vivace, Fr. Crépin annuelle ou bisannuelle.

Nous avons jugé superflu d'étendre davantage notre enquête, puisque, dans les quelques ouvrages taxinomiques que le hasard a réunis entre nos mains, nous avons relevé toutes les combinaisons possibles au sujet de la durée du *G. ciliata*.

Les organes souterrains sont rarement mentionnés. Mertens et Koch disent : « Die Wurzel schlank, hinabsteigend, weisslich, ein = auch mehrköpfig », Racine grêle, plongeante, blanchâtre, mono, parfois polycéphale. Godron (1861) observe, sur des échantillons envoyés de Metz par Warion, la persistance des tiges desséchées de l'année précédente ; on peut même y constater que la souche est déterminée. Nous avons pu vérifier ces faits sur les échantillons de Warion conservés, à Nancy, dans l'herbier Godron.

Grenier (1869) indique une souche grêle, vivace, portant de petits turions qui donneront les tiges de l'année suivante. Kirschleger (1870) ajoute que la souche est munie de racines adventives. Enfin Ch. Royer dit : « Pseudorhizes horizontales, flexueuses, très grêles, drageonnant par bourgeonnement adventif. »

Dans son « Anatomie comparée des Gentianacées », M. E. Perrot

en nous dit rien de l'aspect général des portions souterraines ; il décrit en ces termes la structure de la racine : « Écorce lacuneuse, caduque ; liber assez épais ; bois très compact, conservant un peu de parenchyme vers le centre, dans le pivot. »

Enfin M. Mouillefarine mentionnait dernièrement le résultat négatif de ses recherches dans les herbiers ou dans la nature. Sur une centaine d'échantillons recueillis à Cauterets et conservés à sec, pas un n'a de racines. Toutefois, dans l'herbier Cosson, un échantillon de grande taille possède une racine conforme à celles des autres espèces du genre, c'est-à-dire un pivot. D'autre part, il lui a paru, à Cauterets, que le court prolongement souterrain de la tige donnait naissance à des suçoirs d'une extrême fragilité, très longs et très difficiles à conduire jusqu'à la plante nourricière.

Désireux d'éclaircir quelques-unes des obscurités de l'histoire du *G. ciliata*, nous avons déterré avec précaution un certain nombre d'échantillons, dans la vallée de la Meuse, au mois d'août. Nos récoltes personnelles ont été complétées par celles de M. Potron, chef des travaux de notre laboratoire, qui a réuni d'excellents matériaux autour de Nancy, en septembre et octobre. Les spécimens de diverses localités et de différents âges nous ont offert une concordance de caractères qui nous permet de donner à nos conclusions une portée plus générale.

La tige florifère, simple ou ramifiée dans sa partie aérienne, se continue directement sous terre par une souche d'un blanc jaunâtre, munie à chaque nœud de gaines d'où se détache une paire d'écailles de même couleur. Tantôt la souche reste très courte, tantôt elle s'enfonce à 6 centimètres ou davantage. Les bourgeons nés de la partie souterraine sont, en général, isolés à chaque nœud. Tantôt ils s'allongent en même temps que l'axe principal, et donnent des touffes florales plus ou moins fournies ; tantôt ils restent courts ou même fermés à la fin de la saison, pour se développer seulement l'année suivante. Nous avons la preuve de cette pérennité dans les échantillons semblables à celui de Warion où la souche est définie par une tige sèche de l'année précédente, tandis que les tiges fleuries sont axillaires. Sur certains exemplaires, nous avons vu à la fois des débris de la tige principale desséchée, des pousses en fleur, et des bourgeons de réserve. L'espèce est donc vivace, conformément à l'opinion classique, qui

s'était perdue au milieu du siècle dernier, pour être réhabilitée, parfois avec restriction, par des auteurs qui, comme Godron, Grenier, Kirschleger, l'avaient d'abord méconnue.

Quand la tige souterraine s'enfonce assez loin, elle peut porter un nombre variable de racines latérales, échelonnées sur son trajet. Mais elle ne porte pas de racine terminale.

La souche florifère est produite par bourgeonnement adventif d'une racine dont l'origine reste à déterminer. M. Ch. Royer est le seul auteur qui mentionne cette origine, sans toutefois se prononcer sur la valeur morphologique de l'organe gemmipare qu'il désigne sous le nom vague de *pseudorhizes horizontales*. Ces membres souterrains sont de vraies racines, comme nous le verrons par leurs caractères anatomiques; mais déjà, à première vue, ils se distinguent de la souche par l'absence d'écaillés, par leur couleur brune, leur surface terne et moins lisse. Ils présentent ces caractères, en commun avec les racines latérales. Toutes les racines de *Gentiana ciliata* sont, en outre, privées de poils radicaux.

La racine gemmipare horizontale, portant l'axe florifère à sa partie supérieure, présente parfois, au point diamétralement opposé, c'est-à-dire en dessous, une petite cicatrice qui paraît être une racine avortée, opposée au bourgeon.

La souche est munie à la base d'un bourrelet qui l'engaine parfois d'une façon bien visible et qui révèle immédiatement son origine endogène. Elle émet presque toujours des racines latérales, à sa base même. Celles-ci sont horizontales comme la racine mère; elles peuvent même paraître, par suite de leur épaisseur, situées dans le même plan et former avec elle un pied d'oiseau servant de support à la tige. Quand ces racines se suivent de près, on croirait que la tige émet à la base un chevelu de racines équivalentes; un examen attentif permet pourtant de distinguer encore la racine d'où sort la tige des racines issues de la tige.

Les racines se ramifient à des distances variables, parfois assez grandes. Les radicelles, comme les racines latérales nées de la tige, sont souvent étroites à leur origine, mais s'élargissent progressivement en cône allongé jusqu'à ce qu'elles aient atteint un calibre de 0^{mm},5 à 1 millimètre. Désormais elles gardent des dimensions comprises dans les mêmes limites, c'est-à-dire d'assez fortes

dimensions; mais, au lieu d'être cylindriques, elles sont comme variqueuses, présentant même çà et là des nodules un peu plus volumineux. Elles s'atténuent rapidement à l'extrémité, sans contracter de relations avec les organes souterrains des autres plantes.

Les observations précédentes confirment l'opinion de Kirschleger, qui dit la souche munie de racines adventives, et celle de Ch. Royer, à la condition de traduire pseudorhizes par racines.

L'hypothèse d'un parasitisme sur les Phanérogames, émise par M. Mouillefarine, n'est pas vérifiée.

Enfin, l'existence du pivot, signalée par Mertens et Koch, par M. Perrot et M. Mouillefarine d'après un échantillon de l'herbier Cosson, nous paraît douteuse. Nous avons bien observé une souche florifère portant à la base une seule racine; mais un examen attentif nous a prouvé qu'il s'agissait, non d'un pivot issu de la souche, mais au contraire d'une racine gemmipare dont la portion afférente avait été détruite, non sans laisser une cicatrice visible au niveau même d'où partait la tige.

Le pivot ne doit donc pas être cherché à la base des pousses fleuries; s'il existe, on le trouvera sur les plantules obtenues de graines et sur la végétation primaire, probablement stérile, d'où partent les premières racines gemmipares.

La structure de la racine est fort intéressante. Nous comptons la décrire en détail dans un prochain Mémoire. Signalons-en seulement ici les principaux caractères.

A la période primaire, on trouve : un épiderme, une écorce, et un cylindre central.

L'épiderme reste simple; il n'émet pas de poils radicaux, mais prend les caractères d'un revêtement protecteur. Les cellules ne se divisent dans aucune direction : leur longueur est très grande par rapport aux autres dimensions; elle atteint dix fois la largeur et davantage. La paroi externe présente, sous une mince cuticule, une couche principale épaisse, formée d'un mélange de cellulose et d'un composé pectique gélifiable. Cette couche, épaisse de 9μ , sur les coupes pratiquées après fixation au formol ou à l'alcool, atteint de 17 à 21μ sous l'influence de l'hypochlorite de soude. Pendant le gonflement, la cuticule rigide se brise à la limite des cellules; la couche gonflée présente des stratifications convergeant brusquement vers les bords, pour se réunir au sommet des parois radiales.

L'écorce présente la différenciation classique en trois zones : l'exoderme, l'autoderme, l'endoderme. Les deux zones limitantes sont composées d'une seule assise de cellules formant une couche continue.

Les cellules exodermiques ont les parois épaisses, sauf celle qui touche à l'autoderme; elles alternent régulièrement avec les cellules épidermiques sur la coupe transversale; mais elles sont beaucoup plus courtes, leur longueur n'excédant pas le double de la largeur. Les cellules de l'endoderme présentent les plissements subérisés typiques, mais très fins. Sur la coupe transversale elles sont irrégulièrement bombées au dehors. Sur la coupe longitudinale elles sont allongées avec un bord externe sinueux dont les saillies correspondent aux méats du parenchyme spongieux.

L'autoderme, ou écorce proprement dite, comprend trois à six assises de cellules qui s'arrondissent à la longue et laissent entre elles de grands méats.

Les parois sont minces. Le trait le plus frappant de l'organisation de l'autoderme est la présence de filaments de Champignons qui se pelotonnent dans toutes les cellules et passent d'une cellule à l'autre, sans d'ailleurs compromettre la vitalité du protoplasme et du noyau. Les filaments ne passent pas dans l'endoderme. On n'en trouve que dans un petit nombre de cellules exodermiques; ceux-ci établissent la communication entre le Champignon de l'écorce et l'extérieur. Les racines de *Gentiana ciliata* sont donc des mycorhizes endotrophiques.

Le cylindre central comprend un péricycle formé d'un rang de cellules à parois minces, deux cordons libériens et deux cordons ligneux réunis au centre ou séparés par une ou deux cellules parenchymateuses.

Les formations secondaires sont précoces. Une assise génératrice continue donne un liber secondaire et des vaisseaux secondaires formant, avec le bois primaire, un massif ligneux central à peu près cylindrique.

L'endoderme suit la dilatation du cylindre central en prenant de nombreuses cloisons radiales et de rares cloisons transversales et tangentielles qui n'offrent pas de plissements subérisés comme les cloisons primitives.

Le recloisonnement de l'exoderme s'effectue suivant le même type; il débute même avant celui de l'endoderme, en pleine période

primaire. Sur des racines âgées, les deux couches limitantes de l'écorce présentent une frappante ressemblance.

Avec ces légères modifications, l'écorce persiste indéfiniment, aucun liège ne se forme pour l'exfolier. L'épiderme lui-même se retrouve sur les plus vieilles racines comme sur les plus minces. Dans les unes et les autres d'ailleurs, il présente de nombreuses lacunes.

En ce qui concerne l'origine des souches florifères, le bourgeon naît dans le péricycle de la racine en face d'un cordon ligneux primaire, tout comme une radicelle. L'épiderme de la tige prend son aspect définitif vers le milieu du trajet du membre endogène à travers l'écorce de la racine gemmipare; plus profondément ses cellules prennent une forme de papille, qu'elles gardent jusqu'au niveau de l'endoderme. Le Champignon de l'écorce de la racine ne pénètre pas dans les cellules de la tige.

Nous ne connaissons point d'autre description anatomique de la racine de *Gentiana ciliata* que celle de M. Perrot, citée plus haut. Quoique vague, cette description ne s'applique pas aux racines que nous avons étudiées; elle ne répond même pas à la caractéristique générale des racines des Gentianoïdées donnée par le même observateur, car « les trachées se rejoignent au centre, il n'y a jamais de moelle dans la racine des Gentianées terrestres, » tandis que, dans le pivot du *G. ciliata*, on trouve un « bois très compact, conservant un peu de parenchyme vers le centre ». L'organe décrit par M. Perrot comme un pivot est probablement une tige souterraine. Nous n'aurions pas osé hasarder cette hypothèse, s'il ne nous disait lui-même, au sujet des souches d'où partent les racines adventives des Gentianoïdées en général : « Le plus souvent, ces souches sont un peu renflées, courtes, et il est difficile de dire si la coupe examinée est celle d'une racine ou d'une tige. » C'est un peu exagérer les difficultés du sujet.

Nos racines se rapprochent des racines latérales du *Gentiana lutea*, étudiées avec soin par MM. Tschirch et Esterle. Les auteurs ont vu les endophytes de l'écorce, sans en préciser la constance; ils ont vu l'exoderme et l'épiderme avec sa remarquable adaptation protectrice. La figure montre très bien la membrane épaisse qui en revêt extérieurement les cellules; mais MM. Tschirch et Esterle ne mentionnent ni sa composition ni sa capacité de se gonfler. L'endoderme présente aussi des membranes primaires épaisses,

et des cloisons secondaires, non seulement dans la direction radiale, comme M. Perrot l'a reconnu chez un grand nombre des Gentianoïdées, mais encore dans la direction transversale.

L'écorce du *G. lutea* est rejetée trop vite pour que l'exoderme se recloisonne comme l'endoderme.

Par la persistance de l'écorce, le *G. ciliata* rappelle les Gentianées humicoles, dépourvues de chlorophylle.

Les *Voyria* des Antilles, admirablement décrits par M. Johow, ont des endophytes localisés comme dans notre Gentiane. L'exoderme et l'endoderme, nettement opposés, par leurs cellules petites et solidement unies, au parenchyme à Champignons, restent indivis, n'ayant pas à suivre un accroissement diamétral de la racine; l'épiderme, non pilifère, est revêtu d'une mince cuticule et reste indissolublement uni à l'exoderme. Sa persistance est encore plus parfaite que dans notre espèce.

L'aspect extérieur et la disposition générale des organes souterrains du *G. ciliata* offrent encore une grande analogie avec ceux de plusieurs *Voyria* et *Voyriella*, notamment du *Voyria uniflora*.

L'analogie de notre espèce indigène avec le *Voyria uniflora* se poursuit dans l'aspect du rhizome et des pousses florales qui en naissent directement. Quand l'axe terminal qui définit la souche est fané, d'autres s'épanouissent comme des ramifications normales nées à l'aisselle des feuilles écailleuses et embrassantes. La principale différence provient de l'interruption annuelle de la végétation dans les climats tempérés. Au lieu de se succéder sans interruption comme sur la souche des *Voyria* tropicaux, les bourgeons de notre Gentiane donnent une ou plusieurs tiges aériennes qui sortent presque simultanément en automne; puis les suivants entrent en repos pour pousser l'année suivante.

Il est assurément curieux de retrouver chez nos Gentianées indigènes un appareil radical qui, par sa structure et par son commensalisme avec les Champignons, présente une si grande ressemblance avec celui des Gentianées tropicales, dépourvues de chlorophylle.

Il reste à chercher la végétation initiale du *G. ciliata*, les conditions de sa germination, de sa nutrition et l'époque d'apparition des racines gemmipares. Nous nous proposons d'étudier ultérieurement ces divers problèmes.